

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГИБРИДОВ ПОСЕВНОГО РИСА (*ORYZA SATIVA* L.) С ДИКОРАСТУЩИМИ ВИДАМИ РОДА *ORYZA*

ВО ТХЕ КУАН

(Кафедра генетики, селекции и семеноводства полевых культур)

Возрастающая роль отдаленной гибридизации в роде риса для получения новых сортов этой культуры вызывает необходимость изучения происхождения, генетических характеристик диких и культурных видов, а также возможности переноса генов, определяющих необходимые редкие признаки, из диких в культурные виды [22, 23]. В Социалистической Республике Вьетнам в связи с развитием селекции риса проблема межвидовой гибридизации стала особенно актуальной в последнее время. Наша работа, начатая в 1976 г., является одной из первых, проводимых в этом направлении во Вьетнаме.

Данная статья посвящена цитогенетическим исследованиям гибридов *O. sativa* с дикорастущими видами *O. nivara*, *O. punctata*.

Материал и методика исследований

Мы использовали два дикорастущих вида — *O. punctata* Kotschy et Steud, $2n=48$, ВССС; *O. nivara* Sharma et Schastry, $2n=24$, АА — и один культурный — *O. sativa* L., $2n=24$, АА, который был представлен несколькими сортами, относящимися к двум подвидам: Тайчунг 65 (ТС65) — подвида *japonica* и 2 сорта подвида *indica* — Зье Хоа Бинь (ГНВ) местный; Нонг-нгьер 1А (NN 1А) гибридного происхождения; IR 28 гибридный (Международный институт риса на Филиппинах). Все сорта и дикие виды однолетние, получены нами из Института агротехники СРВ.

Скращивание проводили в 1977 г. методом физической кастрации и принудительного опыления. В последующие два года вели фенологические наблюдения, определяли морфологические характеристики гиб-

ридов по методике, разработанной Институтом агротехники СРВ и Международным институтом риса. Мейоз изучали по методике, описанной В. П. Яцко с соавторами [21] и несколько измененной для риса. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом, жизнеспособность — по прорастанию ее на рыльце пестика. Полученные данные обрабатывали статистически с использованием методов, изложенных Б. А. Доспеховым [4] и Г. Ф. Лакиным [10]. Коэффициент корреляции рассчитывали по П. Ф. Рокницкому [16], корреляционное кольцо строили по П. В. Терентьеву [17].

Работа проводилась в Институте агротехники СРВ и на кафедре генетики и дарвинизма Ханойского педагогического института № 1.

Скрещиваемость видов

Эффект скрещивания. Процент завязываемости у двух комбинаций внутри вида *O. sativa* невысокий (25,5 и 32,2), что связано с участием в этих комбинациях сортов двух подвигов *indica* (NN1A) и *japonica* (ТС65), а также сорта одного подвида *indica*, но разного происхождения: IR28 — гибридного, ГНВ — местного.

Наши данные согласуются с результатами, полученными другими исследователями, которые наблюдали частичную нескрещиваемость и стерильность первого и последующих поколений при скрещивании подвидов посевного риса и даже внутри одного подвида в различных парных комбинациях и объясняли это различиями по генотипу [3, 5, 12, 23].

Как видно из табл. 1, при скрещивании ГНВ и *O. nivara* — видов с одинаковым числом хромосом и геномами ($2n=24, AA$) — лучшая завязываемость отмечалась в той комбинации, где дикий вид служил материнской формой (21,6 % против 13,3 % при обратном скрещива-

Завязываемость и всхожесть семян (1977, 1978 гг.)

| Комбинация скрещивания | Опылено цветков | Получено семян | | | Завязываемость, % | Всхо- жесть, % |
|--------------------------|--------------------|----------------|---------|----------------|----------------------|-------------------|
| | | всего | в т. ч. | | | |
| | | | всхожих | невсхо- жих | | |
| GHB× <i>O. nivara</i> | 392 | 52 | 40 | 12 | 13,3** | 76,9* |
| <i>O. nivara</i> ×GHB | 250 | 54 | 32 | 22 | 21,6 | 59,3 |
| IR28× <i>O. nivara</i> | 384 | 70 | 55 | 15 | 18,2 | 78,6 |
| <i>O. nivara</i> ×IR28 | 366 | 89 | 57 | 32 | 24,3* | 64,0* |
| TC65× <i>O. punctata</i> | 484 | 54 | 34 | 20 | 11,2 | 93,0 |
| <i>O. punctata</i> ×TC65 | 386 | 76 | 30 | 46 | 19,7*** | 39,5** |
| NN1A× <i>O. punctata</i> | 200 | 20 | 11 | 9 | 10,0 | 55,0 |
| <i>O. punctata</i> ×NN1A | 314 | 54 | 18 | 36 | 17,2* | 29,6* |
| NN1A×TC65 | 188 | 48 | 27 | 21 | 25,5 | 58,3 |
| IR28×GHB | 177 | 57 | 30 | 27 | 32,2 | 52,6 |

П р и м е ч а н и е. *, **, *** — разность между прямым и обратным скрещиванием значима соответственно с 5,1 и 0,1 % вероятностью.

нии). В четырех комбинациях между видами, различающимися по числу хромосом, завязываемость оказалась выше, когда материнской формой был дикий вид с большим числом хромосом — *O. punctata*×TC65 (19,7 % против 11,2 % при обратном скрещивании). Это подтверждает положение о лучшей скрещиваемости разнохромосомных родителей в случае, если у материнской формы имеется большее число хромосом, чем у отцовской, так как пыльцевые трубки малохромосомных видов более узкие, чем многохромосомных, и растут быстрее последних [15].

В основе несовместимости пыльцевых трубок и тканей пестика лежит их различие по числу хромосом [1]. В таких комбинациях спермии и яйцеклетка имеют гаплоидные ядра с разным числом хромосом ($n=12$, $n=24$), что, по-видимому, и является главной причиной осложнения процесса оплодотворения.

Всхожесть гибридных семян. В межвидовых комбинациях, где культурный вид был использован в качестве материнской формы, всхожесть семян оказалась более высокой. Так, в комбинации GHB×*O. nivara* она составила 76,9 %, а при обратном скрещивании — 59,3 %. Видимо, в первом случае гибридный зародыш и эндосперм развиваются лучше, что и определяет более высокую всхожесть. Это хорошо согласуется с результатами других исследований [9, 19].

В большинстве случаев полученные семена характеризовались высокой всхожестью, а в некоторых межвидовых комбинациях этот показатель был даже выше, чем при скрещивании внутри вида *O. sativa*. Отсюда можно предположить, что «гетерозисная сила» начинает действовать уже на послезародышевом этапе развития.

Если сопоставить завязываемость и всхожесть с числом хромосом у скрещиваемых видов (*O. sativa*, $2n=24$ и *O. punctata*, $2n=48$), то обнаруживается интересная тенденция: когда у материнской формы больше хромосом, чем у отцовского компонента, выше завязываемость, если меньше, то выше всхожесть. Таким образом, при скрещивании культурных и дикорастущих видов риса для получения жизнеспособных гибридных растений в качестве материнской формы лучше использовать культурные виды.

Мейоз у отдаленных гибридов

В наших опытах у родительских форм был высоким мейотический индекс (99,7—100 % нормальных тетрад) и очень низкий процент нарушений в мейозе (0,63—0,96), что говорит об их цитогенетической стабильности. У отдаленных гибридов, как правило, процесс мейоза сильно отличается от нормы.

Характер конъюгации хромосом в метафазе I мейоза у гибридов в F₁ (числитель) и F₂ (знаменатель) 1978—1979 гг.

| Родительские формы и комбинация скрещивания | 2п | Число про- смотренных (клеток) | % хромосом в бивален- тах | от—до в клетке | | | Средняя формула MI |
|---|----|--------------------------------------|---------------------------------|-----------------------|------------|--------------------|--|
| | | | | Открытые биваленты | Униваленты | Мульти- валенты | |
| <i>O. nivara</i> | 24 | 182 | 100 | | | | 12II |
| <i>O. punctata</i> | 48 | 166 | 100 | | | | 24II |
| <i>O. sativa</i> (GHB) | 24 | 142 | 100 | | | | 12II |
| <i>O. sativa</i> (IR28) | 24 | 179 | 100 | | | | 12II |
| <i>O. sativa</i> (TC65) | 24 | 158 | 100 | | | | 12II |
| GHB× <i>O. nivara</i> | 24 | 168 | 99,25 | 0—1 | 0—4 | 0—1 | $\frac{11,91(1,00)II+0,01III+0,005IV+0,1I_1}{11,94(1,50)II+0,01III+0,006IV+0,04I}$ |
| | 24 | 165 | 99,54 | 0—2 | 0—3 | 0—1 | |
| <i>O. nivara</i> ×GHB | 24 | 159 | 99,31 | 0—2 | 0—4 | 0—1 | $\frac{11,91(1,25)II+0,01III+0,006IV+0,10I}{11,92(2,00)II+0,01III+0,09I}$ |
| | 24 | 126 | 99,40 | 0—2 | 0—4 | 0—1 | |
| IR28× <i>O. nivara</i> | 24 | 269 | 99,56 | 0—2 | 0—4 | 0—1 | $\frac{11,94(1,33)II+0,01III+0,003IV+0,05I}{11,96(1,50)II+0,07I}$ |
| | 24 | 169 | 99,70 | 0—2 | 0—4 | — | |
| <i>O. nivara</i> ×IR28 | 24 | 178 | 99,43 | 0—2 | 0—3 | 0—1 | $\frac{11,93(1,50)II+0,005III+0,01IV+0,06I}{11,95(1,33)II+0,004III+0,004IV+0,05I}$ |
| | 24 | 217 | 99,61 | 0—2 | 0—4 | 0—1 | |
| <i>O. punctata</i> ×TC65, F ₁ | 36 | 192 | 65,94 | 0—3 | 5—14 | 0—2 | $11,86(1,85)I+0,04III+0,05IV+11,91I$ |
| TC65× <i>O. punctata</i> , F ₁ | 36 | 203 | 65,62 | 0—3 | 5—16 | 0—2 | $11,81(1,78)I+0,07III+0,8IV+11,78I$ |

П р и м е ч а н и е. В скобках указано количество открытых бивалентов на клетку.

Нарушение мейоза (% ко всем клеткам с аномалиями) в F_1 (числитель) и F_2 (знаменатель) в 1978—1979 гг.

| Комбинация скрещивания | Униваленты, мультиваленты | Хромосомные мосты, фрагменты | Неравномерное распределение хромосом | Хромосомы на экваторе | Асинхронность деления | Микроядра | Мейотический индекс |
|-------------------------|---------------------------|------------------------------|--------------------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------|---------------------|
| GHB×O. nivара | 2,66 | 6,33 | 4,33 | 14,33 | 13,00 | 59,33 | 40,25 |
| | 2,61 | 7,85 | 5,75 | 8,37 | 9,42 | 65,96 | 59,60 |
| O. nivара×GHB | 2,35 | 7,07 | 5,72 | 15,48 | 12,45 | 56,90 | 48,60 |
| | 3,04 | 7,31 | 6,09 | 15,85 | 12,19 | 55,48 | 64,97 |
| IR28×O. nivара | 2,65 | 4,92 | 2,27 | 7,95 | 13,25 | 68,93 | 53,91 |
| | 2,63 | 3,28 | 6,57 | 3,94 | 8,55 | 75,00 | 67,26 |
| O. nivара×IR28 | 2,88 | 9,61 | 4,32 | 16,34 | 12,98 | 53,84 | 60,09 |
| | 4,51 | 3,75 | 5,26 | 4,27 | 12,78 | 65,41 | 78,40 |
| TC65×O. punctata, F_1 | 4,17 | 8,18 | 5,61 | 22,79 | 11,71 | 47,51 | 8,89 |
| O. punctata×TC65, F_1 | 2,76 | 8,94 | 6,50 | 25,36 | 13,82 | 44,22 | 12,59 |

Типы нарушений мейоза. При нормальном мейозе гибриды F_1 комбинации *O. sativa* и *O. punctata* в реципрокных скрещиваниях должны иметь: $2n=36$, геном ABC, формула метафазы I: $12_{II}+12_I$, а гибриды комбинации *O. sativa* и *O. nivara* в реципрокных скрещиваниях: $2n=24, AA, 12_{II}$. Все отклонения от этого считаются нарушениями в метафазе I.

В клетке гибридов *O. sativa* с *O. nivara* насчитывается от 0 до 4 унивалентов, а у гибридов *O. sativa* с *O. punctata* — от 5 до 16. Соответственно количество клеток, содержащих хромосомы в унивалентном состоянии, в первом случае 0,20—0,49 %, в последнем — в комбинации *O. punctata*×TC65 — 33,08 %, а при обратном скрещивании — 32,73 %.

Из-за большего числа унивалентов у гибридов между *O. sativa* и *O. punctata* число конъюгирующих хромосом составляет 65,62—65,94 %, у гибридов F_1 GHB×*O. nivara* оно достигает 99,25 %, в F_2 IR28×*O. nivara* — 99,70 %. Это согласуется с данными Катадамы [22], свидетельствующими о возникновении унивалентов у отдаленных гибридов в роде риса.

Кроме унивалентов, у гибридов образуются и мультиваленты — ассоциации, состоящие более чем из двух хромосом; они возникают при конъюгации частично гомологичных хромосом генома A (*O. sativa*) с геномом C (*O. punctata*) или с геномом A (*O. nivara*). Число мультивалентов в клетке до 1 у гибридов между *O. sativa* и *O. nivara*, до 2 у гибридов между *O. sativa* и *O. punctata*; количество хромосом, входящих в мультиваленты, соответственно до 0,26 и 1,58 %. Образование мультивалентов свидетельствует о генетических рекомбинациях, которые могут оказаться ценными в селекционном плане [7, 8, 20]. При наличии унивалентов и мультивалентов формула метафазы I искажается (табл. 2).

В результате отклонений от нормы в метафазе I или по другим причинам возникают аномалии в анафазе I: мосты, фрагменты (следствие транслокаций, инверсий), которые являются асимметричными перестройками хромосом. На такой тип нарушения мейоза приходится от 3,28 % у F_{12} IR28×*O. nivara* до 8,94 % у F_1 *O. punctata*×TC65 (табл. 3).

В силу отсутствия конъюгации хромосом в метафазе I отдельные хромосомы свободно и случайно расходятся к полюсам, неравномерно распределяясь в анафазе I. Эти нарушения в комбинациях *O. punctata* с TC65 в F_1 составляют 5,61—6,50 %, а в комбинациях *O. nivara* с *O. sativa* — от 2,27 до 6,57 % (табл. 3).

СЧМ у отдаленных гибридов риса в F₁ (числитель) и F₂ (знаменатель)
в 1977—1978 гг.

| Комбинация скрещивания | Клетки в I делении мейоза | | Клетки во II делении мейоза | | Клетки в мейозе | |
|------------------------------------|---------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------|-----------------|-------------------------|
| | всего | в т. ч. с аномалиями, м | всего | в т. ч. с аномалиями, % | всего | в т. ч. с аномалиями, % |
| O. nivara × GHB | 894 | 13,53 ± 1,14 | 982 | 16,90 ± 1,19 | 1876 | 15,29 ± 0,83 |
| | 683 | 10,98 ± 1,19 | 738 | 12,05 ± 1,19 | 1421 | 11,54 ± 0,84 |
| GHB × O. nivara | 857 | 14,00 ± 1,18 | 940 | 19,14 ± 1,28 | 1797 | 16,69 ± 0,87 |
| | 624 | 11,21 ± 1,26 | 820 | 14,75 ± 1,23 | 1444 | 13,22 ± 0,89 |
| O. nivara × IR28 | 728 | 12,91 ± 1,24 | 852 | 13,38 ± 1,16 | 1580 | 13,16 ± 0,85 |
| | 696 | 7,32 ± 0,98 | 806 | 10,17 ± 1,06 | 1502 | 8,85 ± 0,73 |
| IR28 × O. nivara | 840 | 9,76 ± 1,02 | 1139 | 15,97 ± 1,08 | 1979 | 13,34 ± 0,76 |
| | 748 | 6,41 ± 0,89 | 863 | 12,05 ± 1,10 | 1611 | 9,43 ± 0,72 |
| O. punctata × TC65, F ₁ | 812 | 38,30 ± 1,70 | 803 | 39,10 ± 1,72 | 1615 | 38,69 ± 1,21 |
| TC65 × O. punctata, F ₁ | 813 | 36,16 ± 1,68 | 906 | 36,31 ± 1,59 | 1719 | 36,24 ± 1,15 |

Примечание. В СЧМ I включены и нарушения в интеркинезе, в СЧМ II — и нарушения в тетрадах.

При скрещивании *O. punctata* и TC65 особенно часто наблюдается нарушение, выражающееся в задержке хромосом на экваторе — 22,79—25,36 %, у гибридов от скрещивания *O. nivara* и *O. sativa* таких отклонений меньше — 3,94—16,34 %.

В фазах II деления мейоза наблюдается асинхронность: деление идет неодновременно в клетках диады — одна клетка в метафазе II, другая в анафазе II или телофазе II (табл. 3). В этом случае замедляется ход мейоза, а микроспоры в тетраде находятся в разной «степени зрелости», что служит предпосылкой их стерильности. Асинхронность деления в мейозе обнаружена также у отдаленных гибридов пшеницы [2, 6].

Еще один тип нарушения — образование микроядер в цитоплазме диады и тетрады из унивалентных хромосом или их фрагментов, которые во время делений в мейозе не попали в основное ядро. Нами обна-

Таблица 5

Фертильность и жизнеспособность пыльцы в 1978—1979, гг.

| Комбинация скрещивания | Фертильность пыльцы | | Жизнеспособность пыльцы | |
|--|-----------------------|-----------------------|-------------------------|---|
| | всего пыльцевых зерен | в т. ч. фертильных, % | всего пыльцевых зерен | в т. ч. с проросшими пыльцевыми трубками, % |
| <i>O. punctata</i> | 248 | 87,50 ± 3,38 | 339 | 24,08 ± 2,17 |
| <i>O. nivara</i> | 315 | 91,74 ± 1,55 | 315 | 22,38 ± 2,63 |
| <i>O. sativa</i> (IR28) | 332 | 92,16 ± 1,47 | — | — |
| » » (GHB) | 311 | 94,53 ± 1,28 | 404 | 65,34 ± 2,36 |
| » » (TC65) | 280 | 92,50 ± 1,57 | 429 | 61,30 ± 2,38 |
| <i>O. nivara</i> × GHB | 457 | 33,04 ± 2,20 | 881 | 13,96 ± 1,16 |
| | 354 | 40,39 ± 2,60 | — | — |
| GHB × <i>O. nivara</i> | 469 | 22,60 ± 1,93 | 622 | 17,04 ± 1,45 |
| | 352 | 35,79 ± 2,55 | — | — |
| <i>O. nivara</i> × IR28 | 425 | 80,70 ± 1,91 | — | — |
| | 344 | 86,33 ± 1,85 | — | — |
| IR28 × <i>O. nivara</i> | 440 | 76,81 ± 2,01 | — | — |
| | 376 | 83,24 ± 1,92 | — | — |
| <i>O. punctata</i> × TC65, F ₁ | 537 | 3,72 ± 0,81 | 648 | 5,09 ± 0,86 |
| TC65 × <i>P. punctata</i> , F ₁ | 576 | 4,51 ± 0,86 | 647 | 6,49 ± 0,96 |

ружен наиболее высокий процент такого нарушения: от 44,22 у F_1 $O. punctata \times TC65$ до 75,00 % у F_2 $IR 28 \times O. pivaga$. Микроядра в тетрадах отдаленных гибридов пшеницы и ржи отмечены многими авторами [2, 7, 14], но у отдаленных гибридов в роде риса такого явления не наблюдалось.

Наличие микроядер в тетраде микроспор является причиной понижения мейотического индекса у гибридов F_1 и F_2 (табл. 3). По сравнению с родительскими формами у гибридов более широкий размах его значений: от 8,89 % у $TC65 \times O. punctata$ до 78,40 % у F_2 $O. pivaga \times IR28$.

Динамика аномалий в мейозе у гибридов. У гибридов F_1 и F_2 в прямых и обратных скрещиваниях наблюдается два пика нарушений мейоза: в анафазе I (кроме F_2 $IR28 \times O. pivaga$ в интеркиназе) и особенно в тетрадах. В анафазе I отмечается несколько типов аномалий: хромосомные мосты, фрагменты, хромосомы, задержавшиеся на экваторе, неравномерное распределение хромосом и образование микроядер у тетрад. На сложную динамику нарушений мейоза у растений указывали и другие авторы [13].

Суммарное число мейоза у гибридов. Для более четкой характеристики комбинаций по нарушениям мейоза мы использовали показатель «суммарное число мейоза» (СЧМ), т. е. сумму аномалий на всех полученных стадиях мейоза [13], различая при этом СЧМ на стадиях I деления мейоза и интеркинеза (СЧМ I), а также на стадиях II деления мейоза и в тетрадах (СЧМ II).

Как следует из табл. 4, у всех гибридов СЧМ в F_1 больше, чем в F_2 , у большинства гибридов между $O. sativa$ и $O. pivaga$ СЧМ II больше СЧМ I. Значения СЧМ зависят от форм, участвующих в скрещивании. Так, СЧМ у комбинаций с участием сорта ГНВ больше, чем у комбинации с сортом IR28.

Мы полагаем, что СЧМ достаточно четко отражает в общем виде картину нарушения мейоза и может служить дополнительным показателем в цитогенетических исследованиях отдаленной гибридизации.

Нарушение синхронности мейотических процессов в пыльниках гибридов. Изучая мейоз у отдаленных гибридов рода риса, мы заметили нарушение синхронности мейотического цикла в одном пыльнике, т. е. одновременное наличие всех стадий мейоза от профазы I деления до тетрады микроспор без какого-либо преобладания той или иной фазы. Указанного явления мы не наблюдали у родительских форм. Подобное явление отмечено также у межвидовых гибридов рода *Fragaria* [11]. По-видимому, оно связано с нарушениями генетико-физиологического механизма мейоза, вследствие чего нарушается синхронность расхождения хромосом к полюсам. Возможно, это определяет снижение количества и качества пыльцы — конечных продуктов процесса микроспоро- и гаметогенеза.

Фертильность и жизнеспособность пыльцы

Эти показатели качества пыльцы у риса исследованы недостаточно [18], в частности, в литературе почти нет сведений о фертильности и жизнеспособности пыльцы у отдаленных гибридов риса.

У родительских форм почти вся (от 87,50 до 94,53 %) пыльца нормально сформирована и фертильна. У гибридов наряду с нормально сформированными, фертильными, хорошо окрашивающимися, округлыми пыльцевыми зёрнами имеются пустые, недоразвитые, неокрашивающиеся или окрашивающиеся неравномерно, с содержимым, отходящим от оболочки.

Процент фертильности у гибридов F_2 больше, чем F_1 (табл. 5). Фертильность пыльцы F_1 и F_2 , полученных с участием сорта IR28, выше, чем у гибридов, полученных с участием сорта ГНВ. Это обусловлено большим значением СЧМ у последних.

Жизнеспособность пыльцы у гибридов между $O. sativa$ и $O. pivaga$ выше, чем у гибридов между $O. sativa$ и $O. punctata$. Данные о про-

растении пыльцевых зерен на рыльце пестика, представленные в табл. 5, свидетельствуют о том, что существует частичная межвидовая совместимость *O. sativa* с *O. punctata* и *O. nivara*.

Озерненность гибридов

Следует отметить, что гибриды F_1 двух комбинаций между *O. sativa* и *O. punctata* были полностью стерильными — они не образовали ни одного зерна, хотя растения прошли фазу выматывания. У гибридов между *O. sativa* и *O. nivara* обнаружена частичная стерильность. Если у родительских форм количество выравненных зерен в метелке колебалось от 72,22 % у *O. nivara* до 86,34 % у IR28, то у гибридов — от 44,00 % в F_2 IR28×*O. nivara* до 73,83 % в F_1 *O. nivara*×IR28. В F_2 процент выравненных зерен в метелке в большинстве случаев меньше, чем в F_1 .

Характер корреляции между нарушениями мейоза, фертильностью пыльцы и озерненностью метелки у гибридов

В рамках наших исследований мы попытались выяснить связь между нарушениями мейоза (СЧМ), фертильностью пыльцы и озерненностью метелки (% выравненных зерен в метелке).

Корреляция между мейозом и фертильностью пыльцы. В комбинациях между IR28 и *O. nivara* значения коэффициентов корреляции колебались от 0,08 до 0,12, т. е. корреляционная зависимость оказалась слабой. В комбинации между GHB и *O. nivara* она была средней ($r=0,50$ и $r=0,60$). У гибридов между *O. punctata* и TC65 наблюдалась тесная связь между мейозом и фертильностью пыльцы ($r=0,61$ и $r=0,62$): у них самое высокое СЧМ (38,69 и 36,24 %) и самая низкая фертильность (3,72 и 4,51 %). У родительских форм отмечена слабая зависимость между этими показателями ($r=0,13 \div 0,23$).

Корреляция между фертильностью пыльцы и озерненностью метелки. Для двух комбинаций между GHB и *O. nivara* в F_1 отмечено наличие средней зависимости ($r=0,34$ и $r=0,39$), а в F_2 — слабой ($r=0,26$ и $r=0,29$). У гибридов между *O. nivara* и IR28, кроме комбинации IR28×*O. nivara*, обнаружен низкий коэффициент корреляции ($r=0,08$), у других — зависимость указанных показателей была средней — $r=0,37 \div 0,54$. Для гибридов между *O. punctata* и TC65, а также для родительских форм наблюдалась слабая связь (соответственно $r=0,13 \div 0,15$; $r=0,09 \div 0,25$).

Т а б л и ц а 6

Характеристика озерненности родителей и гибридов в F_1 (числитель) и F_2 (знаменатель) в 1978—1979 гг.

| Комбинация скрещивания | Зерен в метелке | |
|-------------------------|-----------------|------------------------|
| | всего, шт. | в т. ч. выравненных, % |
| <i>O. nivara</i> | 23,4 | 72,22 |
| <i>O. sativa</i> (IR28) | 61,5 | 86,34 |
| » » (GHB) | 100,4 | 85,05 |
| <i>O. nivara</i> ×IR28 | 58,1 | 73,83 |
| | 42,0 | 51,19 |
| IR28× <i>O. nivara</i> | 46,5 | 69,24 |
| | 40,0 | 44,00 |
| <i>O. nivara</i> ×GHB | 71,1 | 67,51 |
| | 57,6 | 65,27 |
| GHB× <i>O. nivara</i> | 65,3 | 61,71 |
| | 53,4 | 65,35 |

Корреляция между мейозом и озерненностью метелки. У родительских форм *O. nivara* и *O. punctata* обнаружена средняя связь этих показателей, а у трех сортов вида *O. sativa* (GHB, IR28, TC65) — слабая. У гибридов F_2 IR28×*O. nivara* и *O. nivara*×IR28 отмечена средняя зависимость, у остальных гибридов между *O. sativa* и *O. nivara* в F_1 и F_2 — слабая ($r=0,16 \div 0,26$). У гибридов F_1 между *O. punctata* и TC65 существует высокая корреляционная зависимость ($r=0,68 \div 0,66$).

В большинстве случаев значения коэффициентов корреляции мейоза с фертильностью пыльцы и

озерненностью метелки выше, чем значения коэффициентов корреляции между двумя последними показателями. Поэтому характер мейоза можно назвать признаком-индикатором. Как уже указывалось выше, все неправильности мейоза, безусловно, отражаются на фертильности пыльцы и озерненности метелки.

Выводы

1. При скрещивании культурного вида *O. sativa* с дикорастущими видами *O. nivaga* и *O. punctata* завязываемость гибридных зерен больше в том случае, когда дикий вид использован в качестве материнской формы, а их всхожесть выше, когда в качестве материнской формы использован культурный вид.

2. Выявлено 6 типов нарушения мейоза у отдаленных гибридов риса: появление унивалентов и мультивалентов, хромосомных мостов и фрагментов, неравномерное распределение хромосом, хромосомы, задержавшиеся на экваторе, асинхронность деления, наличие микроядер.

3. Характерной особенностью динамики аномалий мейоза у гибридов является сильное нарушение в анафазе I и максимум нарушений в стадии тетрад.

4. Установлено, что суммарное число мейоза II деления больше, чем I, и в F_1 больше, чем в F_2 . Суммарное число мейоза у комбинации с участием местного сорта GNB больше, чем у комбинации с сортом гибридного происхождения IR28.

5. Нарушение синхронности мейотического цикла в пыльниках гибридов ведет к уменьшению количества и качества пыльцевых зерен.

6. Фертильность и жизнеспособность пыльцы в F_1 и F_2 значительно ниже, чем у родительских форм.

7. Существует положительная корреляция между мейозом, фертильностью пыльцы и озерненностью метелки у гибридов F_1 и F_2 . Нарушения мейоза обусловили низкую фертильность пыльцы и в конечном счете — полную стерильность и гибридов F_1 от скрещивания *O. punctata* с *O. sativa* и частичную стерильность у гибридов F_1 и F_2 между *O. sativa* и *O. nivaga*.

Автор выражает свою глубокую признательность и благодарность кандидатам биологических наук Нгуен Данг Хой и С. В. Ивановой за большую помощь в осуществлении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батыгина Т. Б. Процесс оплодотворения при отдаленной гибридизации в роде *Triticum* L. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 10, с. 1461—1479. — 2. Будашкина Е. Б., Коробейникова М. X., Калинина Н. П. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы и их селекционное значение. — В кн.: Цитогенетика гибридов, мутации и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, 1977, с. 77—111. — 3. Дао Тхе Туан. Происхождение, систематика и эволюция риса. Ташкент: Госиздат УзССР, 1960. — 4. Доспехов Б. А. Методика опытного дела / 4-е изд. М.: Колос, 1979. — 5. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1971. — 6. Иванова С. В., Ронис Н. Б., Пухальский В. А. О нарушениях мейоза у пентаплоидных гибридов пшеницы. — С.-х. биол., 1979, т. 14, № 5, с. 577—581. — 7. Иванова С. В., Колесникова В. П. Мейоз у межвидовых гибридов в роде *Triticum* L. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 2, с. 71—76. — 8. Иванова С. В., Колесникова В. П. Цитогенетическая характеристика межвидовых гибридов пшеницы. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 2, с. 52—56. — 9. Канделаки Г. В. Отдаленная гибридизация и ее закономерности. Тбилиси: Мецниереба, 1969. — 10. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. — 11. Луккина А. А. Изучение мейоза у некоторых межвидовых гибридов *Fragaria*. — В кн.: Цитология и генетика культурных растений. Новосибирск: Наука, 1972, с. 186—197. — 12. Лью Тхи Хань. Генетическая и цитогенетическая характеристика гибридов F_1 между *O. sativa* L. ssp. *indica* и *O. sativa* L. ssp. *japonica*. — Научн. изв. Ханойского пед. ин-та, 1982, т. 2, с. 71—75 (на вьетнамском языке, резюме на русском). — 13. Машталер С. Г. Изучение мейоза в микроспорогенезе у некоторых форм тетраплоидной ржи в связи с проблемой повышения плодovitости. — В кн.: Эксперимент. полиплоидия у культурных растений: Киев: Наукова думка, 1974, с. 57—72. — 14. Машталер С. Г., Чеченева Т. Н. Цитогенетические исследования тетраплоидной ржи. — В кн.:

Эксперимент, генетика растений. Киев: Наукова думка, 1977, с. 36—62. — 15. Поддубная-Арнольди В. А. Цитозбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. — 16. Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику / 2-е изд. Минск: Высшая школа, 1978. — 17. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд. — Вестн. ЛГУ, 1959, № 9, с. 137—141. — 18. Хайленко Н. А., Седловский А. И., Тюпина Л. Н. Фертильность и жизнеспособность пыльцы у сортов, образцов и гибридов риса (*O. sativa* L.). — Генетико-селекционные исследования полевых культур. Тр. ин-та бот. АН КазССР. Алма-Ата, 1978, т. 37, с. 125—132. —

19. Цицин Н. В. Отдаленная гибридизация растений. М.: Сельхозгиз, 1954. — 20. Шкутина Ф. М. Мейоз у отдаленных гибридов и амфидиплоидов. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. М.: Наука, 1975, с. 292—311. — 21. Яцко В. П., Ячевская Г. Л., Панина Е. Б., Федорова Т. Н. К методике изучения мейоза у злаков. — Цитология и генетика, 1972, т. 6, № 3, с. 253—258. — 22. Katayama T. — Jap. J. Genet., 1966, vol. 41, N 4, p. 309—316. — 23. Joseph C. A., Ramani V. S. — J. Indian Bot. Soc., 1966, vol. 45, N 3—4, p. 341—349.

Статья поступила 22 февраля 1984 г.

SUMMARY

Experiments show that there is higher infructescence in combinations having wild species *Oriza* L. as the maternal form. Germination rates are higher when cultivated species are the maternal form. Six types of meiotic deletion are determined, the highest occurring in anaphase I and at tetrad stage. Total number of meiotic deletion analyses (NMD) in $F_1 > F_2$; NMD of the first meiosis division is higher than that of the second one. Disturbance in meiotic cycle synchronism is found in hybrids anthers. Hybrid pollen fertility and vitality are high. Positive correlation is observed between the meiotic deletion, pollen fertility and kernel percentage of hybrids panicle. Meiotic anomaly is the direct cause of low pollen fertility and, finally, of complete sterility in F_1 *O. sativa* and *O. punctata* and partial sterility in *O. sativa* and *O. nivara* hybrids.